Mitt. Bot. Staatssamml. München	10	449—457	1. 12. 1971

QUELQUES REMARQUES À PROPOS DES CUCURBITACÉES DES FLORES SÈCHES

MONIQUE KERAUDREN-AYMONIN

Depuis des siècles, tous les voyageurs et en particulier les naturalistes, qui ont eu l'occasion de parcourir les zones sèches ou arides en Afrique, en Amérique, en Asie, ou même en Europe méditerranéenne, ne manquent pas d'être frappés par l'importance, souvent extraordinaire, que prennent, sur les marchés, certains fruits de Cucurbitacées.

Il est donc certain dans beaucoup de cas, infiniment probable dans d'autres, que diverses espèces et peut-être des genres, se sont répandus sur leur aire générale actuelle uniquement par l'intermédiaire de l'homme.

Mais, dès que l'on compare les données numériques, il est absolument essentiel de souligner en tout premier lieu que, par rapport à l'ensemble de la famille des Cucurbitacées, ce n'est finalement qu'un nombre réduit de genres et d'espèces qui fournissent des éléments utilitaires à peu près communs à toutes les parties du monde.

Si l'on relie ces diverses observations aux données que nous apportent les études anatomiques et physiologiques (gros tubes criblés, croissance et développement très rapides, aboutissant à la formation de fruits et de graines fertiles même dans des conditions extrêmes, etc.) on est évidemment amené à penser que l'homme a contribué à favoriser l'occupation de l'aire potentielle de nombreuses espèces à une échelle pluricontinentale. En conséquence, il peut s'avérer prudent de ne pas tenir compte de divers taxons dont la dispersion générale actuelle pose indiscutablement le problème des centres d'origine des espèces (cas de nombreux *Cucumis, Citrullus, Cucurbita, Lagenaria).*

Cependant, indépendamment de ces faits, beaucoup de constatations incitent à penser que les Cucurbitacées trouvent effectivement en milieu tropical sec, parfois même désertique, des conditions très privilégiées pour leur installation et leur expansion. Divers auteurs admettent la xérophilie comme un caractère important dans la famille.

D'autres, commentant la distribution géographique de la famille, mais se basant sur des arguments à vrai dire fragiles et conjecturaux, estiment également que les Cucurbitacées pourraient avoir pour origine l'Archiguyane, dont le climat ancien aurait été moins équatorial qu'aujourd'hui. Ils

n'hésitent pas à envisager une origine secondaire lointaine qui aurait pour conséquence de supposer une ancienneté au moins équivalente des Angiospermes.

Notre propos n'est pas de résoudre un problème aussi complexe, d'autant plus complexe qu'à notre connaissance il n'existe pas de données paléontologiques sérieuses étayant l'ancienneté post-bathonienne des Cucurbitacées. Nous voulons simplement essayer d'apporter quelques éléments à propos de cette question en examinant, comparativement à un certain nombre de faits de chorologie relatifs aux taxons des zones sèches africaines et malgaches, les résultats que l'on peut tirer de l'étude morphologique de certains de ces taxons dans leur cadre taxinomique.

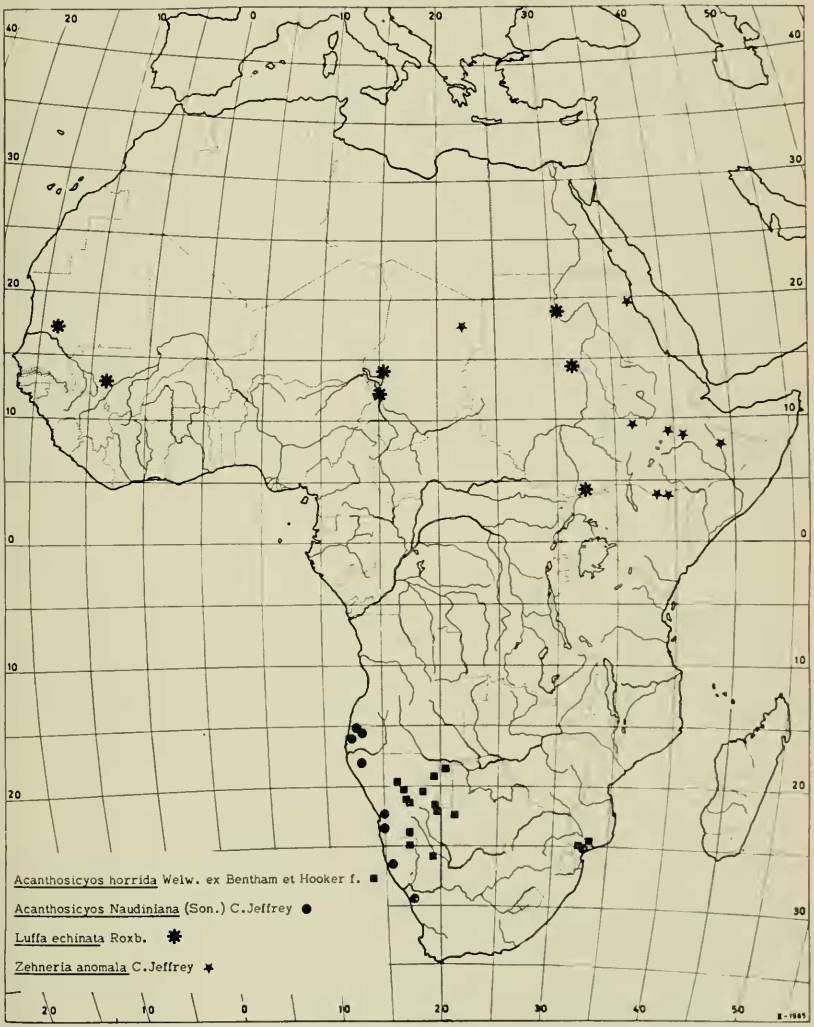
Tout d'abord il convient de souligner que les inventaires floristiques ne sont pas absolument régulièrement répartis sur tout le territoire considéré et qu'en particulier, un manque d'informations subsiste en ce qui concerne la zone équatoriale occidentale et la cuvette congolaise : les récoltes sont très faibles pour quelques territoires (Gabon, République Centralafricaine), le recensement des unités n'est pas terminé pour d'autres. En second lieu, il ne faut pas perdre de vue que les données floristiques statistiques intéressent beaucoup plus des régions à délimitation politique que des zones biogéographiques bien circonscrites. Il est donc nécessaire d'apporter les corrections géographiques utiles au même titre qu'il s'avère souhaitable, dans de telles comparaisons, d'homogénéiser les études systématiques régionales pour les transposer à une échelle continentale. Nous ne reviendrons pas sur ce point.

CONSTATATIONS CHOROLOGIQUES GÉNÉRALES.

Lorsque l'on regroupe l'ensemble des informations floristiques relatives aux genres et aux espèces, on aboutit, à propos des Cucurbitacées, à un schéma global qui corrobore, dans ses grandes lignes, la carte des richesses aréales africaines proposée par J. Lebrun. Les situations non conformes se situent d'une part au niveau de la région du Cap, d'autre part au niveau de Madagascar, territoire pour lesquels la richesse floristique comparée serait nettement moindre pour les Cucurbitacées que pour la totalité de la Flore. On observe, par contre, une richesse en genres accentuée au niveau du tropique du Capricorne, à la fois à Madagascar et au sud-ouest africain, et une richesse spécifique maximum dans l'est-africain et en Ethiopie.

Une deuxième constatation générale est la suivante : si l'on compare la répartition des Cucurbitacées africaines à la répartition des zones sèches, on s'aperçoit que non seulement les représentants de la famille débordent très largement l'aire des climats xériques, mais que de plus, on note au total un certain appauvrissement au niveau des zones les plus arides. Ainsi, chez les Cucurbitacées, ne trouve-t-on pas finalement, même à l'échelle d'une tribu ou d'une sous-tribu, de répartition similaire à celle des Stapéliées, par exemple. On peut pourtant rapprocher sans conteste du schéma offert par

ce groupe d'Asclépiadacées, les aires des trois genres réunis par C. Jeffrey dans les Trochomeriinae : *Trochomeria, Dactyliandra, Ctenolepis* dont presque toutes les espèces sont localisées aux régions sèches et très sèches de l'Afrique continentale intertropicale, nord, est et sud. Sur le plan écologique, ces plantes semblent exister au niveau des zones de forêts sèches ou de savanes



Carte 1 : exemple de localisation aux zones sèches africaines de quelques espèces de Cucurbitacées.

arborées mais transgressent ces types de formations pour habiter aussi les steppes semi-désertiques. Aucun représentant n'existe à Madagascar et, même en ce qui concerne les *Dactyliandra* qui ont, en Afrique, une répartition bi-aréale (sud-ouest africain et Kenya), mais qui existent aussi aux Indes, il n'y a pas véritablement superposition entre les aires de ces espèces et l'aire des zones désertiques. En outre, les Trochomeriinae, au sens de C. Jeffrey, semblent représenter les termes les plus xérophiles dans une tribu qui comporte beaucoup de représentants méso ou même ombrophiles *(Peponium).*

L'image d'une répartition bi-aréale chez les Cucurbitacées xérophiles africaines est données aussi par le genre *Cucumella* qui a été reconnu dans l'est-africain où il habite les semi-déserts (steppes à épineux et succulents), en Angola et dans le Sud-Ouest Africain où il vit dans des phytocoenoses semblables. Cependant, ici le hiatus est beaucoup moins prononcé que chez *Dactyliandra,* car l'aire méridionale s'étend nettement plus vers la Rhodésie. En outre ce genre est représenté à Madagascar par une espèce, *Cucumella cinerea,* curieusement commune avec le sud-ouest de l'Afrique et non avec la région est-africaine, et qui habite non la région la plus sèche, mais les forêts tropophiles.

En Afrique continentale, deux autres genres sont particuliers à des zones sèches ou désertiques ; il s'agit d'endémiques régionaux n'ayant que de lointaines parentés, *Cephalopentandra* dont l'aire s'étend surtout du nord Kenya vers l'Ethiopie et les Somalies, et l'*Acanthosicyos* dont les deux espèces sont cantonnées à la côte sud-ouest africaines et au Kalahari respectivement.

Indépendamment des unités insulaires sur lesquelles nous allons revenir, aucune autre unité de niveau générique ne représente un ensemble xérophile nettement caractérisé. Les *Eureiandra,* en particulier, semble avoir une assez large amplitude écologique, bien que la majorité des espèces tendent à habiter des formations sèches. Chez les *Zehneria* et les *Kedrostis,* on note à la fois des plantes de forêts, y compris forêts denses, et des plantes tout à fait xérophiles, certaines atteignant même les zones les plus désertiques, de même pour certains *Coccinia* et *Momordica (Rhaphanocarpus).*

LE CAS DES UNITÉS INSULAIRES

Deux îles situées à l'est de l'Afrique présentent, en ce qui concerne les Cucurbitacées, une haute originalité par rapport au continent voisin. A Socotra, existe la seule unité de la famille à port phanérophytique, *Dendrosicyos,* taxon très isolé dont les affinités demeurent incertaines. A Madagascar, il existe 28 genres et 70 espèces environ, soit une richesse spécifique équivalente à celle de l'Afrique du Sud, mais une diversité générique nettement supérieure. Parmi ces genres, 8 sont endémiques : deux sont localisés dans les fourrés subdésertiques à grands succulents et épineux *(Xerosicyos* et *Seyrigia),* deux sont à « tendance » xérophile nette, *Lemurosicyos* et *Tro-*

chomeriopsis (mais habitent les forêts tropophiles ou les formations à succulents), trois autres enfin ont leurs stations isolées dans le domaine de l'Ouest (sec) ou à ses limites : *Tricyclandra, Zombitsia, Zygosicyos.* En outre, comme en Afrique continentale, le genre *Corallocarpus* s'étend sur les zone littorales très sèches.

Les genres les plus xérophiles sont aussi les plus diversifiés : 5 espèces de *Seyrigia,* 3 (ou 4) de *Xerosicyos.*

Un dernier genre endémique malgache, qui comprend probablement les plus grosses lianes ligneuses connues dans la famille, *Ampelosicyos,* a une amplitude écologique beaucoup plus large, avec des espèces à la fois dans l'est (forêt ombrophile), dans l'ouest (forêts tropophiles), dans le sud (fourrés à épineux).

Il ne fait aucun doute que l'exemple malgache, basé sur des genres endémiques de faible répartition, est de nature à confirmer pleinement les propositions sur la xérophilie originelle des Cucurbitacées. Il faut, certainement, tempérer cette affirmation en raison des faits suivants :

— l'étude de la répartition des Cucurbitacées malgaches en fonction du « triangle climatique » d'Aubreville, assigne une position « moyenne » à l'ensemble des représentants avec même un léger décalage vers les conditions mésophiles.

— les zones les plus sèches de Madagascar sont moins arides climatiquement, que les zones les plus sèches de l'Afrique tropicale sud, mais les conditions édaphoclimatiques semblent accentuer l'influence des faibles pluviosités très irrégulièrement réparties.

— les faits morphologiques ne sont pas, obligatoirement, conformes aux « hypothèses » sur l'adaptation.

LES DOCUMENTS TIRÉS DE LA MORPHOLOGIE OU DE LA TAXINOMIE ET LA CORRÉLATION DES CRITÈRES

Un certain nombre de critères permettent souvent de tirer des conclusions sans failles sur la signification « biologique » des taxons par rapport aux milieux qu'ils occupent.

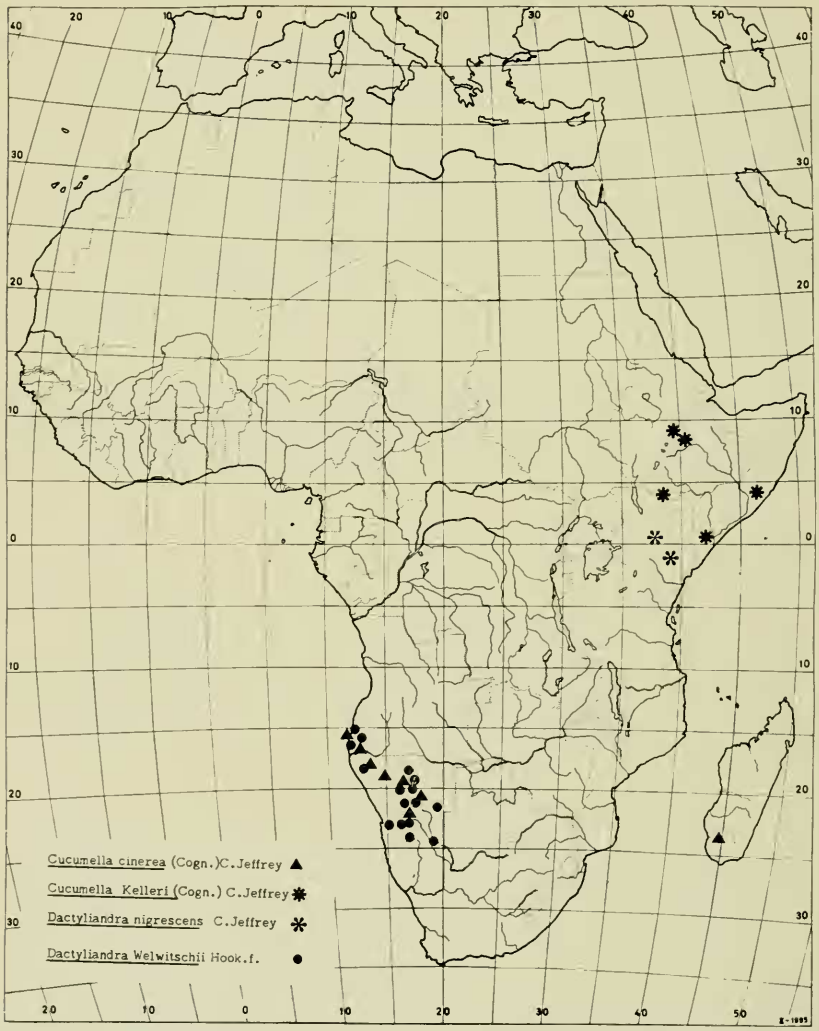
Ainsi en est-il, par exemple, de la succulence, acquisition particulière de certains végétaux vivant en milieu sec ou désertique.

Un certain nombre de types de succulence existent chez les Cucurbitacées, mais leur « signification » peut être discutée ; en effet, les constatations comparatives sont assez déroutantes.

Le genre malgache *Seyrigia,* présente des caractères tout à fait inhabituels chez les Cucurbitacées car son appareil végétatif, apparemment aphylle à l'état adulte, se réduit à des tiges lianescentes fines, charnues, presque sans soutien liberoligneux (extinction alternée des faisceaux). En outre, c'est un genre à 2 étamines, le seul existant dans l'Ancien Monde, et nous avions pensé à une parenté avec les Cucurbitacées bistaminées d'Amérique tropicale méridionale. Les *Seyrigia* ont, de plus, un nombre chromosomique

élevé pour la famille (en dehors des plantes cultivées). Tous ces éléments incitent à penser que, sur le plan phylogénique, ce genre est relativement évolué. Cependant, son origine reste problématique.

Le genre *Xerosicyos*, qui vit dans les mêmes stations que les *Seyrigia*, présente une situation inverse. Il s'agit d'une liane ligneuse, à faisceau cri-



Carte 2: exemple de localisation aux zones sèches africaines de quelques espèces de Cucurbitacées.

bro-vasculaire complexe et de plus dédoublé, dont les feuilles, larges, sont très épaissies, charnues, ce qui conduit à classer incontestablement ce genre dans les plantes succulentes. Mais, sur le plan systématique, il se situe dans les groupes primitifs par son androcée tétrastaminé caractéristique, ses fruits à ovules pendants, etc.

Cette double manifestation de la succulence chez deux genres xérophiles de Cucurbitacées malgaches, semble bien indiquer qu'il s'agit, régionalement, d'un caractère secondaire. Ce caractère s'accorde avec ceux des autres végétaux qui composent les phytocoenoses méridionales de Madagascar, Didiéréacées et nombreuses Euphorbes en particulier.

Mais, et cela semble contradictoire, la succulence se manifeste chez d'autres Cucurbitacées-Févillées, en particulier chez *Neoalsomitra sarcophylla* du sud-est asiatique et surtout, en Afrique, chez les *Gerrardanthus*. Or ces plantes n'habitent pas des formations sèches subdésertiques, mais au contraire souvent des types forestiers plus hygrophiles. On se trouve placé en face d'une constatation paradoxale qui conduit à se poser le problème de la nature primitive ou secondaire du caractère chez les Févillées, et évidemment de sa signification écophysiologique. La comparaison des autres structures des *Xerosicyos* et des *Gerrardanthus* en particulier, ne permet pas de savoir si l'origine du groupe africano-malgache est forestière hygrophile ou méso-hygrophile, mais il est possible que dans chacun des cas, l'épaississement des structures foliaires soit sans analogie.

Chez les Cucurbitacées xérophiles africaines continentales, la succulence est beaucoup moins marquée que chez les deux genres malgaches. Par contre la spinescence se manifeste beaucoup plus nettement : c'est le cas chez les *Acanthosicycos* sous-arbrisseaux buissonnants, comme chez le *Momordica spinosa* qui peut être une liane épineuse.

Parmi les quelques espèces de Cucurbitacées qui pénètrent véritablement dans les déserts, en particulier la zone climatique saharienne ou saharo-sindienne, il n'y a ni endémisme local ou régional, ni types d'adaptation caractéristique. A part des espèces dispersées par l'homme, le *Cucumis prophetarum*, plusieurs *Corallocarpus* apparaissent comme des plantes à grande répartition classique de type saharo-sindien. Mais il faut faire la remarque suivante : le *Cucumis prophetarum* a une très grande amplitude, puisqu'on le connait sous sa forme « typique » dans les régions désertiques, et, sous des variétés dans des formations boisées (la var. *dissectus* juqu'à 2000 m selon C. Jeffrey en Uganda).

On peut toutefois signaler que, si la succulence n'est qu'assez peu prononcée elle existe néanmoins chez des espèces comme *Kedrostis gigef* dont un autre caractère adaptatif est, ainsi que le souligne H. Gillet, l'extrême rapidité de croissance puis de fructification.

C'est dans des conditions identiques d'habitat (rochers désertiques dans le massif de l'Ennedi) qu'une autre Cucurbitacée collectée par H. Gillet a pu être identifiée au *Zehneria anomala*. La succulence affecte les petites feuilles divisées de cette plante qui semble se trouver aux limites de ses pos-

sibilités d'existence. Il s'agit d'une localité très excentrique, peut-être relictuelle, d'une plante actuellement répartie dans les steppes sub-désertiques du bloc sabéen de Th. Monod.

Relictuelles peut être aussi les très rares stations connues d'un *Luffa, L. echinata,* qui est sans doute la seule des Cucurbitacées xérophiles spontanées à posséder, en Afrique, une aire typiquement sahélo-soudanienne (atlantico-nilotique de Th. Monod). Mais là encore, on se trouve en présence d'une aire disjointe, l'espèce existant en Inde, avec donc un hiatus important. Cependant, plusieurs des stations de cette zone sèche étant situées dans des zones inondables, l'hypothèse de stations correspondant à une migration relativement récente n'est pas à exclure.

CONCLUSIONS

Il n'est peut être pas vain de comparer, en conclusion, la richesse africaine en genres xérophiles et non xérophiles. On constate qu'un nombre non négligeable de genres et d'espèces se trouvent très nettement localisées au niveau des régions dites de forêts, et même de forêts denses humides. Certains genres comme *Telfairia, Thladiantha, Cucumeropsis, Raphidiocystis, Cogniauxia,* etc. peuvent être considérés comme très typiques de formations de forêt dense.

Parmi les genres que les hypothèses phylogéniques conduisent à ranger parmi les plus primitifs existent aussi bien des genres forestiers *(Ampelosicyos* à 5 étamines libres, endémique) que dans des genres savanicoles (*Luffa,* également 5 étamines) ou des genres typiquement xérophiles (*Xerosicyos,* 4 étamines mais très petits pollens, caractère considéré comme ancestral). L'examen de la localisation des zones d'endémisme, comme l'étude des densités de diversification, n'apportent pas d'éléments bien convaincants pour trancher.

Tout au plus, dans l'état actuel des connaissances, peut-on estimer que les zones forestières ouvertes ou fermées en climat tropical sec non désertique, semblent constituer des régions de particulière richesse, qu'il s'agisse des types phytocoenologiques pluristrates, des types bistrates, ou même des termes à épineux et succulents tels les forêts sèches du sud de Madagascar. S'il y a des arguments « africano-malgaches » pour penser que les Cucurbitacées pourraient représenter des vestiges d'une ancienne flore sèche à dominance d'herbacées (ce qui serait d'ailleurs en contradiction avec l'hypothèse d'Hutchinson qui admet les Cucurbitacées dans les Lignosae), il convient de rappeler que le peuplement en représentants de la famille de la zone sèche boréale du continent africain n'est pas très caractéristique. La diversification de la famille dans les zones montagneuses asiatiques ou sud-américaines est également un fait important à l'échelle mondiale.

Malgré la richesse et la diversité des types malgaches, malgré la large diversification néo-tropicale, on ne trouve pas chez les Cucurbitacées d'arguments solides pour étayer l'hypothèse d'une origine australe, encore moins d'arguments probants relatifs à un « berceau » non équatorial gondwanien.

Divers taxons apparaissent comme des éléments très intéressants des flores sèches orientales et méridionales de l'Afrique et peuvent être considérés régionalement comme de bonnes caractéristique chorologiques. La connaissance des Cucurbitacées malgaches a apporté, pensons-nous, une bonne confirmation de ces faits. Sans doute, seule une étude comparative de la diversification spécifique chez diverses familles tropicales à représentants xérophiles africano-malgaches, telles Euphorbiacées, Asclépiadacées, etc. permettrait-elle d'extrapoler les résultats sur un plan paléobiogéographique significatif.

BIBLIOGRAPHIE SOMMAIRE

Andrews, F. W. The flowering plants of the Anglo-Egyptian sudan 1: 163—183 (1950).

Cogniaux, A. Cucurbitaceae. Pflanzenrech. IV. 175. I: 1—277 (1914).

— — et Harms, H. Cucurbitaceae. Pflanzenr. IV. 275. II: 1—246 (1924).

Chakravarty, H. L. Monograph on indian Cucurbitaceae. Rec. Bot. Surv. India 17: 1—233 (1959).

Fernandes, R. Nota preliminar sobre as Cucurbitaceae de Moçambique. Garcia de Orta (Lisboa), 9: 245—249 (1961).

— — et A. Contribuição para o conhecimento das Cucurbitaceae da Guiné Portuguesa. Garcia de Orta, 7: 741—753 (1959).

— — et A. Contribuição para o conhecimento das Cucurbitaceae de Angola. Junta de Invest. do Ultram. sér. 2, 34: 29—150 (1962).

Jeffrey, C. Notes on Cucurbitaceae, including a proposed new classification of the family. Kew Bull. 15: 337—371 (1962).

— — Key to the Cucurbitaceae of West Tropical Africa, with a guide to localities of rare and little-known species. Journ. West. Afr. Sc. Ass. 9: 79—97 (1964 to 1965).

— — Cucurbitaceae, *in:* F. T. E. A.: 1—156 (1967).

Keraudren, M. Cucurbitaceae, *in :* H. Humbert, Flore de Madagascar et des Comores, 185e famille : 1—173 (1966).

— — Cucurbitaceae, *in :* A. Aubréville, Flore du Cameroun : 1—192 (1967).

— — Recherches sur les Cucurbitacées de Madagascar. Mém. Mus. Nat. Hist. Nat. sér. B, t. 16 : 127—330 (1968).

Keraudren-Aymonin, M. Contribution à l'étude des Cucurbitacées du Gabon. Adansonia sér. 2: 389—409 (1968).

Lebrun, J. L'écologie végétale, ses concepts et ses méthodes. Rev. des questions scientif. : 321—351 (1955).

Meeuse, A. D. J. The Cucurbitaceae of Southern Africa. Bothalia, 8: 1—111 (1962).

Merxmüller, H. Cucurbitaceae. Prodr. Fl. SW Afr. 94 : 1—22 (1968).

Monod, Th. Les grandes divisions chorologiques de l'Afrique. C. S. A., Yangambi : 1—146 (1957).

Nicoli, R. M., Russo, A., et Sabatier, G. Quelques réflexions sur l'origine des Cucurbitales à propos de leur répartition géographique. Le Monde des Plantes 344 : 10 (1964).

Takhtajan, A. Flowering plants, origin and dispersal. Oliver and Boyd, Edinburgh, 310 p. (1969).